УДК 569.323.4

В. А. Топачевский, Л. И. Рековец

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К СИСТЕМАТИКЕ И ЭВОЛЮЦИИ СЛЕПУШОНОК НОМИНАТИВНОГО ПОДРОДА РОДА *ELLOBIUS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

Слепушонки (триба Ellobiini) представляют собой достаточно компактную в систематическом отношении группу полевкообразных грызунов с окончательно не установленным положением в системе Cricetidae. Большинство териологов все же склонны рассматривать их в составе подсемейства Microtinae. Однако в настоящее время достаточно четко намечается тенденция к отнесению трибы к полевкозубым хомякам подсемейства Cricetinae (Громов, Баранова, 1981). Все это во многом предопределено очень высоким уровнем морфофизиологической специализации всех представителей трибы, объединяющей формы, адаптированные исключительно к подземному образу жизни, включая кормодобывание, а также недостаточной изученностью путей эволюции группы, прежде всего вымерших ее представителей. Так, на сегодняшний день кроме дожившего до настоящего времени рода *Ellobius* описаны три требующих ревизии вымерших рода — *Ungaromys* Kormos, *Germanomys* Heller, *Belfiomys* Terzea (Kormos, 1932; Heller, 1936; Fejfar, 1961; Terzea, 1973). Первые два рода мало чем отличаются друг от друга, а последний — от *Ellobius*. Слабо изученным на уровне подродов и видов остается и род *Ellobius*. В сущности, основы подродовой и отчасти видовой его систематики в равной мере для вымерших и современных представителей рода были заложены лишь на протяжении двух последних десятилетий (Топачевский, 1963, 1965, 1965a, 1973; Шевченко, 1965; Александрова, 1976). Явно занижено и количество современных видов рода. Во всяком случае об этом свидетельствует значительный полиморфизм, включая хромосомный, у *E. tancrei* Blass. горных районов Средней Азии (Воронцов, Ляпунова, Захарян, Иванов, 1969; Воронцов, Ляпунова, 1982).

В настоящем сообщении мы не касаемся ревизии вымерших родов трибы и видовой систематики рецентных *Ellobius*, поскольку не располагаем достаточным оригинальным материалом. Вместе с тем имеющиеся в нашем распоряжении новые материалы по неоген-антропогеновым представителям рода *Ellobius* юга Европейской части СССР позволяют во многом дополнить сделанные ранее описания вымерших форм и выделить новые таксоны видового ранга. Этому способствует расширение диапазона критериев оценки биомеханических свойств жевательного аппарата *Ellobius*, в первую очередь зубов. В этом плане особенно обнадеживающие результаты получены при изучении изменений во времени такого признака, как степень развития дентиновых траков на постоянных коренных. Наряду со степенью гипсодонтности зубов они по аналогии с таковыми многих триб Microtinae отражают общую тенденцию к совершенствованию адаптаций жующих структур в филогенезе. В связи с этим познание путей становления указанных структур, помимо видовой специфики, в общей совокупности может также в какой-то мере пролить свет и на положение Ellobiini в системе Cricetidae. Учитывая, что сведения об ископаемых *Ellobius* крайне разрознены, мы считаем целесообразным помимо новоописаний привести уточненные описания ранеее известных видов.

Сем. CRICETIDAE FISCHER, 1814
Подсем. MICROTINAE COPE, 1891
Триба ELLOBIINI GILL., 1872
РОД *ELLOBIUS* FISCHER, 1814
ПОДРОД *ELLOBIUS* FISCHER, 1814

Ellobius palaeotalpinus Schvtschenko, 1965

1965 *Ellobius kujalnikensis*. Топачевский, Доп. АН УРСР, № 4, с. 515—517.

Голотип. Фрагмент левой нижнечелюстной ветви (mandibula sin), № Кр—12, поздний плиоцен, раннетаманское время; с. Крыжановка (Одесской обл.) верхний слой (Институт геологических наук АН УССР). Паратипы. Изолированные M_1 (№ 41—421; 41—422; 41—644);

поздний плиоцен, раннетаманское время, с. Крыжановка, верхний слой (коллекции отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР). Дополнительный материал. Изолированные M_1, 1 экз. из верхнего слоя Крыжановки и 4 экз. из позднего плиоцена (позднетаманское время) Ногайска.

Диагноз. Слепушонка наиболее мелкая по размерам среди всех известных в настоящее время представителей рода *Ellobius*, кроме *E. tauricus* Topačevski: длина M_1 2,5—2,8—3,0 мм (n=7). Призматическая складка на M_1 всегда имеется, исчезает лишь на стертых почти до основания коронки зубах (рис. 1). Головка параконидного отдела спереди на слабо- и среднестертых зубах усложнена следами дополнительной входящей складки, свойственной древним вымершим родам *Ungaromys* и *Germanomys*. Эмалевые поля шире слиты между собой, чем у всех остальных видов *Ellobius*, за исключением *E. tiliguliensis* sp. n. (рис. 1, *2*). Дентиновые траки четко выражены, однако слабо развиты по высоте коронки.

Описание и сравнение. Коронка M_1 относительно широкая (40,7—43,4—48,0 *; n=6), с укороченным параконидным отделом (37,0—41,0—44,0; n=7) и, как у большинства вымерших и рецентных видов номинативного подрода, слабо дифференцированной шейкой головки последнего (ширина головки и шейки 22,2—25,8—28,8 и 22,2—23,5—25,8; n=7 против соответственно 25,3—33,2—37,5 и 14,2—17,8—24,3; n=25 у *Afganomys*). Эмалевые поля широко сообщаются друг с другом: относительная ширина устья между головкой параконидного комплекса и параконидом равна 16,7—18,5—22,4, между параконидом и метаконидом — 3,3—6,4—8,6, метаконидом и протоконидом — 6,7—8,3—10,3, протоконидом и энтоконидом — 5,1—8,1—11,1 и, наконец, между последним и гипоконидом — 3,3—5,1—6,9 (n=7). На гипокониде протяженность дентиновых траков слабо и среднестертых зубов составляет менее 1/3 высоты коронки. Разрыв траков в переднем отделе зуба (на наружной поверхности головки параконидного отдела) едва намечен.

Несмотря на некоторое внешнее сходство в строении жевательной поверхности зубы не могут принадлежать вымершим родам *Ungaromys* и *Germanomys*, отличаясь от последних значительно большими абсолютными размерами (длина M_1 у перечисленных выше вымерших родов не превышает 1,8—2,1 мм) и наличием четко выраженных дентиновых траков (практически отсутствуют у *Ungaromys* и *Germanomys*; рис. 3).

От вымерших и современных представителей подрода *Afganomys* помимо значительно меньших абсолютных размеров и слабее развитой перетяжкой параконидного отдела отличается более широкой коронкой и значительно слабее развитыми траками. Два последних признака в равной мере позволяют отличать *E. palaeotalpinus* от всех рецентных представителей подрода *Ellobius*. Сравнение с вымершими видами этого подрода будет сделано по мере их дальнейшего описания.

Подвиды. Вид представлен двумя аллохронными популяциями — номинативной и *E. p. progressus* Topačevski.

1. *E. p. palaeotalpinus* Schevtchenko, 1965. Характеризуется мелкими размерами M_1 (длина 2,4; 2,5; 2,7; 2,7 мм), его укороченным параконидным отделом (37,0; 40,0; 40,0), относительно широкой коронкой (44,4; 46,1; 48,0) и широко слитыми между собой параконидом и метаконидом, протоконидом и энтоконидом (ширина их устьев соответственно равна 7,4; 7,4; 8,0 и 7,4; 10,0; 11,1). Представлена в составе фаунистической группировки, отражающей завершающую фазу древ-

* Здесь и далее числа обозначают индексы в % к длине зуба, измеренной по жевательной поверхности.

него этапа развития раннетаманской фауны млекопитающих юга Европейской части СССР (Крыжановка, верхний слой). Тип и паратипы то же, что и для вида.

2. *E. p. progressus* Topačevski, 1973. От номинативного подвида отличается большими абсолютными размерами M_1 (2,9; 2,95; 2,95; 3,0 мм), удлиненным параконидным отделом (39,6; 42,3; 43,3; 44,9), меньшей степенью слияния параконида и метаконида, протоконида и

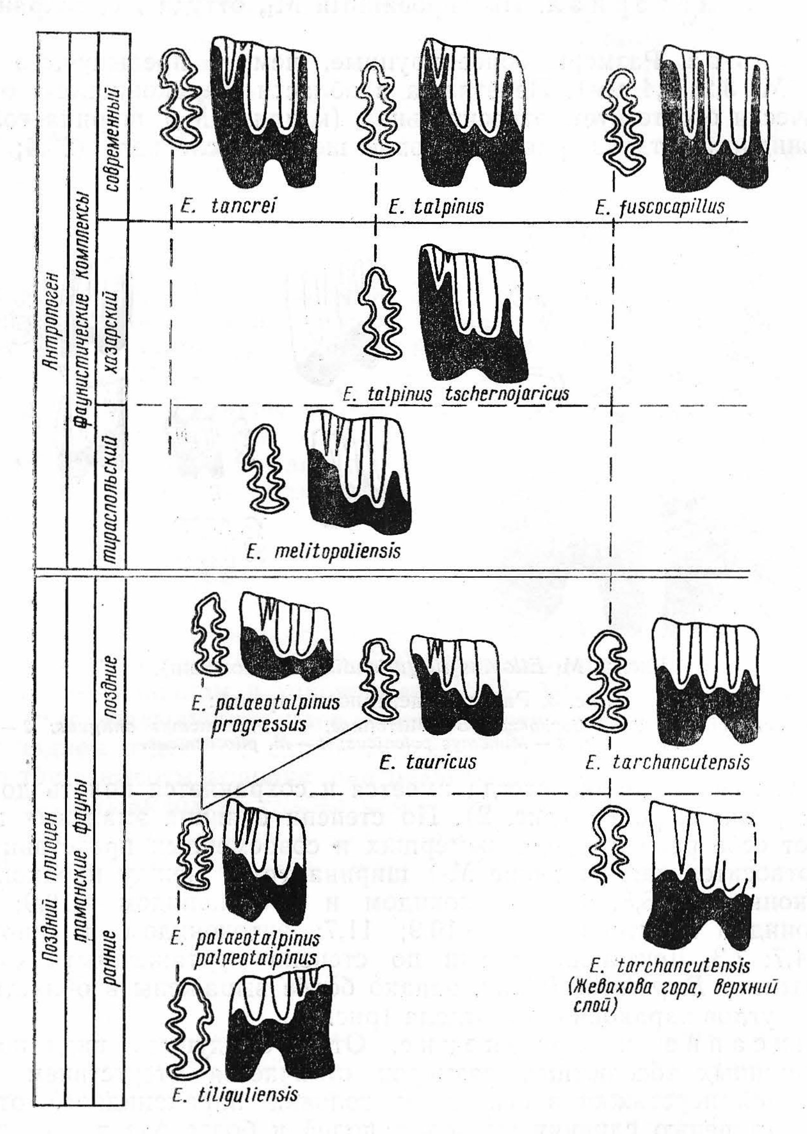


Рис. 1. Схема эволюции M_1 у представителей рода *Ellobius*

энтоконида (3,3; 5,1; 5,1; 8,6 и 5,1; 6,7; 8,3; 8,6). Известен из позднетаманской фауны Приазовья УССР (Ногайск). Тип — изолированный M_1 № 27—1522, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев).

Геологическое и географическое распространение. Поздний плиоцен юга Европейской части СССР, позднетаманское время (гюнц).

Ellobius tiliguliensis sp. n.

1973 *E.* ex gr. *tancrei* Blas. Топачевский, Скорик. Грызуны раннетаманского фаунистического комплекса Крыма: 125 с. 1977 *E.* ex gr. *tancrei* Blas. Топачевский, Грызуны раннетаманской фауны Тилигульского разреза, с. 88—93.

Голотип. Изолированный M_1 № 20, поздний плиоцен, раннетаманское время; береговой уступ Черного моря вблизи с. Морское Березанского р-на Николаевской обл. (Тилигульский разрез). Дополнительный материал. Изолированный M_1, оттуда же, сохраняется там же.

Диагноз. Размеры более крупные, чем у предыдущего вида (длина M_1 3,2; 3,4 мм). Перетяжка в области параконидного отдела практически отсутствует, относительная (к длине M_1) ширина головки параконидного отдела равна таковой шейки последнего (23,4; 23,5).

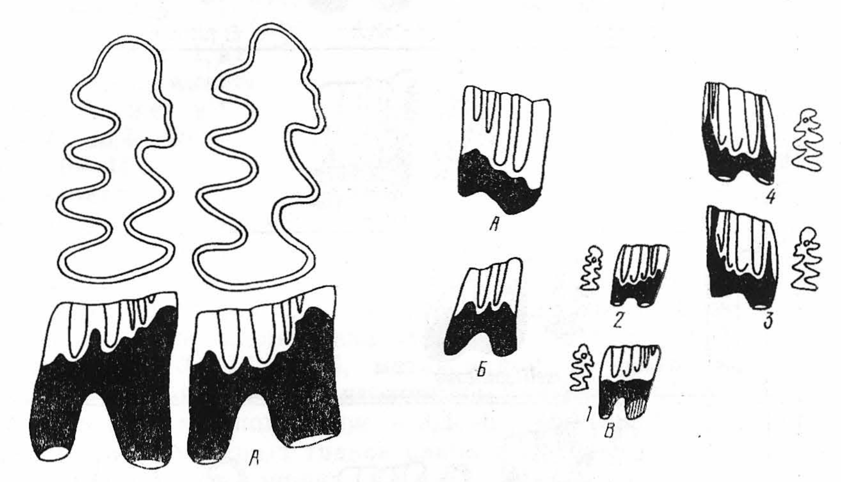


Рис. 2. M_1 *Ellobius tiliguliendis* (*А* — голотип).

Рис. 3. Развитие дентиновых траков:
А — *Germanomys*; *Б* — *Trilaphomys*; *В* — *Microtinae*; *1* — *Promimomys antiguus*; *2* — *P. gracilis*; *3* — *Mimomys polonicus*; *4* — *M. pliocaenicus*.

Призматическая складка всегда имеется и сохраняется вплоть до полного стирания коронки (рис. 2). По степени слияния эмалевых полей не имеет себе равных среди вымерших и современных представителей рода: относительная (к длине M_1) ширина устья между параконидом и метаконидом — 8,8; 9,4; метаконидом и протоконидом — 10,9; 11,7; протоконидом и энтоконидом — 10,9; 11,7; энтоконидом и гипоконидом — 4,7; 7,3. Дентиновые траки по степени протяженности сходны с таковыми у *E. palaeotalpinus,* однако более выражены в области выходящих углов параконидного отдела (рис. 2).

Описание и сравнение. От предыдущего вида помимо более крупных абсолютных размеров отличается отсутствием четко выраженной перетяжки в основании головки параконидного отдела, большей степенью слияния эмалевых полей и более развитыми дентиновыми траками в области параконидного отдела. Кроме того, призматическая складка у *E. tiliguliensis* развита, по всей вероятности, сильнее и характеризуется большей асимметрией образующих ее переднего и заднего выходящих углов. Во всяком случае, у *E. palaeotalpinus* M_1 на той же стадии стертости имеет едва намеченную призматическую складку, а задний угол последней по размерам примерно равен переднему (рис. 1, *2*).

В отличие от *E. palaeotalpinus,* по всей вероятности, отсутствует дополнительная входящая складка на головке параконидного отдела. По общей протяженности дентиновых траков в заднем отделе зуба вид близок к предыдущему. По характеру строения жевательной поверх-

ности M_1 новоописываемый вид напоминает *E. tancrei* Blas., отличаясь заметно более низкой коронкой и значительно более слабым развитием дентиновых траков. Последние у *E. tancrei* в области гипоконида на определенной стадии стертости прорываются на жевательную поверхность зуба, что не наблюдается ни у *E. tiliguliensis*, ни у *E. palaeotalpinus*.

От антропогеновых и современных *E. talpinus* Pall. также отличается более слабым развитием траков, хотя последние у обыкновенной слепушонки развиты слабее, чем у восточной (*E. tancrei*), и постоянным наличием призматической складки (последняя практически отсутствует или изредка слегка намечена у *E. talpinus*).

Геологическое и географическое распространение. Поздний плиоцен (начальный этап раннетаманского времени) Причерноморья УССР.

Ellobius tauricus Topačevski, 1965

Голотип. Изолированный M_1, № 50—812; поздний плиоцен, позднетаманское время, Крым, Тарханкут, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев). Паратипы. Изолированные M_1 № 50—813, 50—811, оттуда же, сохраняется там же.

Диагноз. Размеры мелкие, сходные с таковыми у номинальной формы *E. palaeotalpinus* (длина M_1 2,6; 2,7; 2,7). Призматическая складка рудиментарная или вообще отсутствует (рис. 1). Дентиновые траки развиты сильнее, чем у двух предыдущих видов.

Описание и сравнение. Параконидный отдел с четко выраженной перетяжкой в области основания головки: относительная ширина последней — 24,1; 26,9; 27,8 против 18,5; 19,2; 24,1 в области шейки. Относительная степень слияния эмалевых полей в области устья шейки головки параконидного отдела (11,5; 14,8; 18,5), между параконидом и метаконидом (5,5; 5,5; 5,8), протоконидом и энтоконидом (5,5; 5,7; 7,4), энтоконидом и гипоконидом (3,7; 3,9; 5,5) менее выражена, чем у двух предыдущих видов. Общая протяженность дентиновых траков в заднем отделе на слабо- и среднестертых зубах составляет примерно треть высоты коронки, они развиты заметно сильнее (выше), чем у предыдущих видов, но слабее, чем у современных.

Геологическое и географическое распространение. Поздний плиоцен, позднетаманское время (гюнц), Крым, УССР.

Ellobius melitopoliensis Topačevski, 1973

Голотип. Изолированный M_1, № 29—258, ранний антропоген (миндель), древние аллювиальные отложения с. Тихоновка вблизи г. Мелитополь Запорожской обл., Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев). Паратип. Изолированный M_1 из того же местонахождения, сохраняется там же.

Диагноз. Размеры крупные, близкие к таковым антропогеновых и рецентных *E. tancrei* и *E. talpinus* (длина M_1 3,3; 3,3 мм). Призматическая складка слабо развита, растянутая, в отдельных случаях едва намечена (рис. 1). Параконидный отдел относительно длинный (42,2; 46,8), с приспущенным наружным выходящим углом. Дентиновые траки развиты сильнее, чем у предыдущих видов.

Описание и сравнение. Относительная ширина головки параконидного отдела, по-видимому, превосходит таковую у всех известных вымерших и современных видов подрода (28,1; 29,0). Шейка головки параконидного отдела относительно широкая (24,2; 28,1), а наружная входящая складка почти полностью редуцирована даже на слабо

стертых зубах. Все это в совокупности определяет значительные размеры параконидного отдела. Степень слияния эмалевых полей между параконидом и метаконидом (1,6; 6,4), метаконидом и протоконидом (6,2; 6,4), энтоконидом и гипоконидом (1,6; 3,2) меньше таковой у предыдущих видов, однако в области шейки параконидного отдела (19,3; 20,3) и между протоконидом и энтоконидом (7,8; 11,3) значительная. Дентиновые траки в области заднего отдела на слабо- и среднестертых зубах составляют примерно половину высоты коронки.

На даном виде в пределах Европейской части СССР как бы завершается древний дохазарский этап в эволюции подрода, для которого свойствен сравнительно примитивный уровень развития жевательного аппарата, сопряженный, как было показано выше, со сравнительно низкими коронками постоянных коренных, слабым развитием дентиновых траков, почти повсеместным наличием призматической складки и значительной степенью слияния эмалевых полей.

Геологическое и географическое распространение. Ранний антропоген (миндель) Приазовья УССР.

Начиная с хазара, в пределах юга Европейской части СССР появляются первые аллохронные популяции *E. talpinus,* для которых свойственны все особенности строения зубов, присущие рецентным формам вида. Так, M_1 хазарской *E. t. tschernojaricus* Alexandrova уже характеризуется практически полной редукцией призматической складки и сильным развитием траков, протяженность которых в заднем отделе превышает $^1/_2$ высоты коронки и которые раздвоены в области параконидного отдела (рис. 1). Древний тип строения M_1 (постоянное наличие призматической складки) сохраняет рецентная восточная слепушонка (*E. tancrei*). Однако примитивное строение этого зуба здесь, по-видимому, компенсируется очень высокой коронкой и сквозными (не разорванными) траками на слабостертых зубах (рис. 1), а также усложненным M^3. Правда, древние подвиды *E. talpinus* сохраняют еще значительную степень слияния эмалевых полей. Этот признак проявляет тенденцию к постепенному затуханию у современных форм вида.

Подводя итог изложенному, можно прийти к заключению, что перечисленные нами позднеплиоценовые и раннеантропогеновые виды рода *Ellobius* юга Европейской части СССР, по-видимому, образуют круг форм, близких к предкам современных представителей номинативного подрода. Однако на имеющемся материале прямая анцестральная связь прослеживается лишь между *E. palaeotalpinus* и *E. tauricus,* с одной стороны, а также *E. palaeotalpinus* и *E. tiliguliensis* — с другой. Вместе с тем современная информативная основа дает достаточно четкие представления о том, что эволюция рода *Ellobius* осуществлялась по двум параллельным филогенетическим линиям, соответствующим его подродовым градациям — *Ellobius* и *Afganomys.* Общим для обоих филумов является четко выраженная тенденция к увеличению размерных показателей, гипсодонтности зубов, возрастанию протяженности дентиновых траков и усложнению степени дифференцировки отдельных элементов жевательной поверхности зубов — эмалевых полей (рис. 1). В пределах подрода *Ellobius* также намечаются две филогенетические ветви. Первая, ведущая к рецентным *E. tancrei,* характеризуется сохранением вплоть до современности таких древних признаков, как постоянное наличие призматической складки на M_1 и усложненного M^3, свойственных позднеплиоценовым видам. В сущности развитие зубов этих видов осуществлялось лишь по каналам отмеченных выше для всех представителей трибы тенденций.

В тесно связанной с предыдущей второй ветви, ведущей к современным *E. talpinus,* к перечисленным тенденциям развития добавляются редукция призматической складки и, по-видимому, частичная редукция M^3. Промежуточным звеном между ветвями, ведущими к *E. tancrei* и *E. talpinus,* можно считать уровень развития этих признаков у ранне-

антропогеновой *E. melitopoliensis*. О наличии призматической складки у предков современных и вымерших антропогеновых *E. talpinus* свидетельствует также реверсивное проявление у последних этого признака, причем частота его встречаемости возрастает у древних форм, например у хазарской *E. talpinus tschernojaricus*.

Что касается филогенетической линии *Afganomys*, включающей помимо современных *A. fuscocapillus* Blyt. и *E. lutescens* Thomas позднеплиоценовую *E. tarchancutensis* Topačev., то ни они, ни их предки вообще не имели призматической складки. Во всяком случае об этом свидетельствует отсутствие таковой у близких к *E. tarchancutensis* форм, остатки которых в настоящее время найдены в составе раннетаманской фауны одесского Причерноморья (Жевахова гора) вместе с таковыми древних представителей номинативного подрода — *E. palaeotalpinus*. В этом плане возможно близки к предкам *Afganomys* плиоценовые западноевропейские *Ungaromys* и *Germanomys*, лишенные призматической складки и, по-видимому, характеризующиеся высокой степенью дифференцировки эмалевых полей жевательной поверхности M_1.

Анализируя закономерности географического распределения *Afganomys* в прошлом и в настоящее время, можно заключить, что эволюция группы, подобно таковой Spalacidae, осуществлялась на фоне развития Паратетиса, во всяком случае, под непосредственным дизъюнктивным его воздействием. В этом плане многое свидетельствует о средиземноморских корнях этого филума. Что касается номинативного подрода, то его азиатское происхождение едва ли приходится оспаривать.

Интересно, что эволюция зубной системы Ellobiini, особенно в развитии таких признаков, как гипсодонтия зубов и протяженность дентиновых траков, представляет собой точную копию таковой у корнезубых полевок трибы Microtini в промимомисной, вилланийной и мимомисной ее ветвях. Подобное совпадение скорее всего отражает параллелизм близко родственных (имеющих общих предков) групп, нежели конвергентное сходство филогенетически сравнительно далеких ветвей, каковыми в сущности являются полевкозубые хомяки подсемейства Cricetinae. Во всяком случае, развитие дентиновых траков у последних, например у *Trilophomys*, подчиняется совершенно иным закономерностям (рис. 3). В связи с этим предпочтительнее оставлять трибу Ellobiini в составе подсемейства Microtinae.

SUMMARY

The extinct Late Pliocene Ellobiini of the southern European part of the USSR are revised with special reference to relations and principal trends in their development.

The Mediterranean and Asiatic origins are suggested for subgenera *Afganomys* and *Ellobius*, respectively. The evolutionary data of dentition in *Ellobius* and ancient rooted teeth Microtinae permitted including the tribe Ellobiini into Microtinae subfamily.

Ellobius tiligulensis sp. n. is described from Tiligul (Farly Taman') of the South Ukraine; it is characteristic with large body size, constant presence of the mimomys fold, wide confluence of the M_1 enamel fields and weak dentine tracks development.

Александрова Л. П. Грызуны антропогена Европейской части СССР.— М.: Наука, 1976.— 98 с.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Захарян Г. Г., Иванов В. Г. Кариология и систематика рода Ellobius (Microtinae, Rodentia).— В кн.: Млекопитающие: эволюция, систематика, кариология, фаунистика. Новосибирск : Наука, 1969, с. 127—130.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Хромосомное видообразование в сейсмически активных районах.— В кн.: Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюз. Териол. о-ва. М.: Наука, 1982, Т. 1, с. 20—21.

Громов И. М., Баранова Г. И. Каталог млекопитающих СССР.— Л.: Наука, 1981.— 455 с.

Т о п а ч е в с ь к и й В. О. Нові види полівок (Rodentia, Microtidae). з верхньопліоценових і нижньоантропогенових відкладів півдня України та Криму.— Доп. АН УРСР, 1963, № 1, с. 100—103.
Т о п а ч е в с ь к и й В. О. Нові види сліпушків роду Ellobius Fischer (Rodentia, Microtidae) з верхньопліоценових відкладів півдня України та Криму.— Доп. АН УРСР, 1965, № 4, с. 515—517.
Т о п а ч е в с к и й В. А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны.— Киев : Наук. думка, 1965а.— 163 с.
Т о п а ч е в с к и й В. А. Грызуны таманского фаунистического комплекса Крыма.— Киев : Наук. думка, 1973.— 235 с.
Т о п а ч е в с к и й В. А., С к о р и к А. Ф. Грызуны раннетаманской фауны тилигульского разреза.— Киев : Наук. думка, 1977.— 249 с.
Ш е в ч е н к о А. И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины.— В кн.: Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих: VII конгр. INQUA. М. : Наука, 1965, с. 3—60.
H e l l e r F. Eine oberpliocëne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen.— Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., 1936, Abt. B., **76**, H. 1, S. 99—160.
F e j f a r O. Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnačka und Ivanovce (Slowakie), ČSR.— Jb. Geol. Palaontol., 1961, Abh. 112, S. 48—183.
K o r m o s T. Neue Wuhlmäuse aus Oberpliocän von Püspökfürdo.— Neues Jb. Moner., Geol., Paläontol., Beit. B 1932, Abt. 69, **69**, S. 323—345.
T e r z e a E. Sur un nouveau Genre darvicolides (Rodentia, Mammalia) du Pleistocene de Roumanie.— In: Livre du cinguantenaire de L'Institut de Spéologie «Emil Racovitsa», 2—11 oct. 1971. Bucureşti — Cluj, 1973, p. 121—426.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Поступила в редакцию
11.XI 1981 г.